

LOS CINGULATA (MAMMALIA, XENARTHRA) DEL “CONGLOMERADO OSÍFERO” (MIOCENO TARDÍO) DE LA FORMACIÓN ITUZAINGÓ DE ENTRE RÍOS, ARGENTINA



GUSTAVO J. SCILLATO-YANÉ^{1,2}, FLÁVIO GÓIS^{2,3}, ALFREDO E. ZURITA^{2,4}, ALFREDO A. CARLINI^{1,2},
LAUREANO R. GONZÁLEZ RUIZ^{2,5}, CECILIA M. KRMPOTIC^{1,2}, CRISTIAN OLIVA⁶ y MARTÍN ZAMORANO^{1,2}

¹Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, s/n, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina. scillato@fcnym.unlp.edu.ar, acarlini@fcnym.unlp.edu.ar, ckrmpotic_pv@fcnym.unlp.edu.ar, marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

²CONICET.

³Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. fgois@cicytpp.org.ar

⁴Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL) y Universidad Nacional del Nordeste, Ruta 5, km 2.5, Corrientes, provincia de Corrientes, Argentina. azurita@cecoal.com.ar

⁵Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad, Facultad de Ciencias Naturales, sede Esquel, Universidad Nacional de la Patagonia “San Juan Bosco”, Sarmiento 849, 9200 Esquel, Chubut, Argentina. gonzalezlaureano@yahoo.com.ar

⁶Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Darwin, Urquiza 123, Punta Alta, provincia de Buenos Aires, Argentina. cristianoliva78@yahoo.com.ar

Resumen. Los Cingulata del “Conglomerado osífero” (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó comprenden tres familias: Dasypodidae, Pampatheriidae y Glyptodontidae (más una mención de Peltephilidae por Ameghino en 1906). La mayor parte de las especies fueron dadas a conocer por Ameghino entre 1883 y 1886. Dado el carácter alóctono de los restos paleontológicos del “Conglomerado osífero”, no es frecuente el material articulado, excepto para los cráneos y porciones de corazas. Adicionalmente, casi todos los tipos de las especies reconocidas por Ameghino están extraviados; solamente restan calcotipos (aproximadamente de la mitad de las especies de Glyptodontidae). La presente revisión tiene un carácter en gran medida provisional, pues hacen falta restos más completos, como así también testear con mayor intensidad la validez de algunas de las categorías supragenéricas e infrafamiliares de estos Cingulata. Hasta ahora, y asumiendo las citadas incertidumbres, reconocemos un total de cinco géneros y especies de Dasypodidae, dos de Pampatheriidae y trece de Glyptodontidae. En el “Conglomerado osífero”, a cada género de Cingulata corresponde, por ahora, una sola especie. Todos los Cingulata del “Conglomerado osífero” han sido aproximadamente coevos, pero no ocuparon necesariamente los mismos ambientes. Asumiendo el modelo de los “bosques en galería” de uno (o varios) cursos lóticos, los Cingulata de menor tamaño podrían haber vivido en los mismos bosques, en tanto que los de mayor tamaño podrían haberlo hecho en sabanas que se habrían extendido hacia el exterior de las galerías.

Palabras clave. Cingulata. Neógeno. Región Mesopotámica. Diversidad. Paleobiogeografía.

Abstract. THE CINGULATA (MAMMALIA, XENARTHRA) FROM THE “CONGLOMERADO OSÍFERO” (LATE MIOCENE) OF THE ITUZAINGÓ FORMATION OF ENTRE RÍOS PROVINCE, ARGENTINA. The Cingulata from the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of the Ituzaingó Formation include three families: Dasypodidae, Pampatheriidae, and Glyptodontidae (plus a Peltephilidae mentioned by Ameghino in 1906). Most of the species were recognized and described by Ameghino between 1883 and 1886. Most of the paleontological specimens are allochthonous and articulated-findings specimens are exceptional, except for skulls and partial dorsal carapaces. In addition, several types of the species recognized by Ameghino are lost and there are only a few calcotypes (approximately 50% of the species of Glyptodontidae). Thus, this taxonomic update is in part, preliminar, and more complete specimens are necessary to test the validity of the recognized taxa. In this context, we recognized five species of Dasypodidae, two of Pampatheriidae and thirteen of Glyptodontidae. In the “Conglomerado osífero”, each genus of Cingulata has only one species. All the Cingulata of the “Conglomerado osífero” were approximately contemporary although not necessarily occupying the same environments. Assuming a model of “gallery forest” of one (or more) lotic courses, the smaller Cingulata could have used the forests, whereas the larger ones could have occupied the savannas stretching outwards from the “galleries”.

Key words. Cingulata. Neogene. Mesopotamian Region. Diversity. Paleobiogeography.

Los Cingulata constituyen un grupo de Xenarthra cuya sinapomorfía distintiva es la presencia de una coraza ósea dérmica recubierta de escamas córneas epidérmicas (Engelmann, 1985; Gaudin y Wible, 2006). Los únicos representantes vivientes, los Dasypodidae, vulgarmente cono-

cidos como “armadillos”, “quirquinchos”, “tatúes”, etc., llamaron de inmediato la atención de los viajeros y naturalistas europeos del período colonial por sus rasgos externos tan peculiares (Scillato-Yané, 1980, 1982). En la actualidad son elementos característicos de la fauna Neotropical, aun-

que incursionan exitosamente en el sur de la Región Neártica, con *Dasyus novemcinctus* Linnaeus, 1758, la "mulita grande" o "mataco gigante" (Wetzel, 1985).

La diversidad actual de los Cingulata (ocho géneros y 21 especies; ver Wetzel, 1985) es una menguada expresión de la que desarrollaron en el pasado, habiéndose reconocido 40 géneros de Dasypodidae, Peltephilidae y Pamphathiidae (Scillato-Yané, 1980), y más de 65 géneros de Glyptodontidae (McKenna y Bell, 1997; González Ruiz *et al.*, 2011a). Además, hay dos grupos de Cingulata poco conocidos, con relaciones filogenéticas muy discutidas: Palaeopeltidae y Pseudorhynchodontidae (Carlini y Scillato-Yané, 1993; McKenna & Bell, 1997; Carlini y Zurita, 2010). Cabe señalar, por otra parte, que la monofilia de los Dasypodidae ha sido cuestionada (Engelmann, 1985; Gaudin y Wible, 2006).

Desde una perspectiva cronológica, los primeros registros de un Cingulata corresponden al Dasypodidae *Rioestegotherium yanei* Oliveira y Bergqvist, 1998, del Paleoceno tardío de Brasil (ver Scillato-Yané, 1976; Oliveira y Bergqvist, 1998; Bergqvist *et al.*, 2004).

El "Conglomerado osífero" o "Mesopotamiense" de la Formación Ituzaingó (Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío) consiste en arenas fluviales, medanosas y, precisamente, conglomerados osíferos (ver Frenguelli, 1920). La Formación Ituzaingó aflora desde la ciudad homónima (provincia de Corrientes) hasta el norte de la ciudad de Paraná (provincia de Entre Ríos). El "Conglomerado osífero" aflora discontinuamente desde los alrededores de Paraná hasta cerca de Hernandarias, al norte (Brandoni y Scillato-Yané, 2007). En esta unidad están relativamente bien representados los Dasypodidae, Pamphathiidae y Glyptodontidae. Pero debe constar que Ameghino (1908, p. 482) mencionó en una lista: Peltephilidae, con "? *Peltephilus*" (sic) Ameghino, 1887, para sus "Faunes entrerriennes", consistentes en su mayoría en taxones de la Formación Ituzaingó. Si bien este dato nunca pudo verificarse (nunca se encontró el material en cuestión), dado que los peltefilidos tienen como último registro seguro la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasicuense, Mioceno Tardío, sur de la provincia de Buenos Aires, ver Scillato-Yané, 1979; González Ruiz *et al.*, 2012) no sería improbable que alguno de estos extraños Cingulata hayan persistido hasta la cronológicamente muy próxima Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

HISTORIA TAXONÓMICA

El "Conglomerado osífero" es el yacimiento neógeno de Argentina más tempranamente explotado paleon-

tológicamente. Fue estudiado por sabios como Alcide d'Orbigny y Charles Darwin en la primera mitad del siglo XIX, y por Alfred Du Gratty, Martin de Moussy y Auguste Bravard a principios de la segunda mitad (ver Cione *et al.*, 2000, y la bibliografía allí citada). No obstante, con excepción de unos pocos restos de vertebrados extraviados y que solamente tienen interés histórico, el descubrimiento y estudio de los Cingulata de la Formación Ituzaingó comienza con las colecciones obtenidas en las barrancas entrerrianas del río Paraná, en las inmediaciones de la ciudad homónima, por el naturalista, pedagogo, periodista y filósofo positivista italiano Pedro Scalabrini (1848–1916), profesor del Colegio Nacional de Concepción del Uruguay fundado por Justo José de Urquiza. Se conoce cuál era el procedimiento: Scalabrini exhumaba los restos del yacimiento y se los remitía a Florentino Ameghino; nuestro sabio paleontólogo los estudiaba y publicaba los resultados, y luego obtenía calcos para su propia colección y le devolvía los materiales originales a Scalabrini. Los tipos de las especies en cuestión pasaron de una a otra institución paranense en el decurso histórico y permanecieron durante décadas sin un cuidado apropiado. Tampoco fueron muy adecuadamente conservados los calcotipos, que pasaron en su totalidad al Museo de La Plata cuando esta institución, en el momento de su fundación, adquirió la totalidad de la colección paleontológica y antropológica de Ameghino (hacia 1886–1887). Como resultado de estos avatares, no contamos actualmente con gran parte de los tipos y calcotipos de las especies de cingulados reconocidas oportunamente por Ameghino (Ameghino, 1883a, 1883b, 1885 y 1886).

La siguiente lista incluye los taxones de Cingulata registrados en el "Conglomerado osífero", de acuerdo con la última revisión completa y editada (Cione *et al.*, 2000). A partir de esto se lleva a cabo un análisis basado en los avances realizados sobre este grupo en los últimos 10 años (ver apéndice 1). Cuando los nombres de tribus están entre comillas, significa probablemente que se trata de grupos no naturales.

Orden Cingulata Illiger, 1811

Superfamilia Dasypodoidea Gray, 1821

Familia Dasypodidae Gray, 1821

Subfamilia Dasypodinae Gray, 1821

Tribu Dasypodini Gray, 1821

Dasyus Linnaeus, 1758

Dasyus neogaeus (Ameghino, 1891)

Subfamilia Euphractinae Pocock, 1924

Tribu Euphractini Pocock, 1924

Proeuphractus Ameghino, 1886

- Proeuphractus limpidus* Ameghino, 1886
Macroeuphractus Ameghino, 1887
Macroeuphractus retusus Ameghino, 1887
 ?*Zaedyus* Ameghino, 1889
 ?*Zaedyus* sp. indet.
 Tribu Eutatini Bordas, 1933
Chasicotatus Scillato-Yané, 1979
Chasicotatus spinozai Scillato-Yané, Krmpotic y Esteban, 2010
 Superfamilia Glyptodontoidea Gray, 1869
 Familia Pampatheriidae Paula Couto, 1954
Kraglievichia Castellanos, 1927
Kraglievichia paranensis (Ameghino, 1883)
Scirrotherium Edmund y Theodor, 1997
Scirrotherium carinatum Góis, Scillato-Yané, Carlini y Guilherme, 2013
 Familia Glyptodontidae Gray, 1869
 Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869
Paraglyptodon Castellanos, 1927
Paraglyptodon paranensis Castellanos, 1953
 Subfamilia "Hoplophorinae" Huxley, 1864
 Tribu "Hoplophorini" Gray, 1864
"Hoplophorus" Ameghino, 1889 (non Lund, 1839)
"Hoplophorus" versus Ameghino, 1889
Berthawyeria Castellanos, 1940
Berthawyeria sp. indet.
 Tribu "Lomaphorini" Hoffstetter, 1958
Trachycalyptus? Ameghino, 1908
Trachycalyptus? cingulatus (Ameghino, 1889)
 Tribu Palaehoplophorini Hoffstetter, 1958
Palaehoplophorus Ameghino, 1883
Palaehoplophorus antiquus (Ameghino, 1883)
Chlamyphractus Castellanos, 1940
Chlamyphractus pressulus (Ameghino, 1885)
Protoglyptodon Ameghino, 1885
Protoglyptodon piriformis Ameghino, 1885
 Tribu "Plohophorini" Castellanos, 1932
Plohophorus Ameghino, 1887
Plohophorus paranensis Ameghino, 1891
Parahoplophorus Castellanos, 1932
Parahoplophorus paranensis (Ameghino, 1883)
 Tribu "Neuryurini" Hoffstetter, 1958
Urotherium Castellanos, 1926
Urotherium interundatum (Ameghino, 1885)
Pseudoeuryurus Ameghino, 1889
Pseudoeuryurus lelongianus Ameghino, 1889
 Subfamilia Doedicurinae Ameghino, 1889
Eleutherocercus Koken, 1888
Eleutherocercus paranensis (Castellanos, 1927)
Compahorus Ameghino, 1886
Comaphorus concisus Ameghino, 1886

Abreviaturas. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina; MAS, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas Profesor Antonio Serrano, Paraná, Entre Ríos, Argentina; MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; MPCN, Museo Paleontológico y de Ciencias Naturales "Alejandro C. Berro", Mercedes, Uruguay; MUFyCA, Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Rosario, Santa Fe, Argentina.

COMENTARIOS

Familia Dasypodidae

Se han reconocido cinco géneros en el "Conglomerado osífero", cada uno de ellos con una sola especie. De *Dasypus neogaeus* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891a) se conoce sólo el holotipo (Fig. 1.1, MACN A 8882): un osteodermo móvil. La especie es exclusiva del "Conglomerado osífero". Se trata de una "mulita" mayor que *Dasypus hybridus* Desmarest, 1804, pero menor que *D. novemcinctus*. Los forámenes pilíferos del margen posterior del osteodermo son más numerosos que en *D. hybridus*. Sin duda los caracteres diagnósticos son escasos, pero se opta por mantener la especie como válida (y no sinonimizarla con otra, ni tampoco considerarla un *nomen dubium*). Se espera que nuevos hallazgos o nuevos estudios sobre el mismo osteodermo (especialmente paleohistológicos) contribuyan a una resolución más convincente.

Proeuphractus limpidus Ameghino, 1886 (Fig. 1.2–3, MLP, extraviado), es un Euphractini registrado por primera vez en el "Conglomerado osífero". El tipo consiste en dos osteodermos de la coraza dorsal, uno fijo y uno móvil, que deberían estar depositados en las colecciones del MLP, pero que no han podido ser hallados; están figurados por Lydekker (1895, pl. 33, figs. 7 y 8). La talla de esta especie es intermedia entre la de *Chaetophractus villosus* Desmarest, 1804, y la de *Euphractus sexcinctus* Wagler, 1830. Algunos de los caracteres diagnósticos son la figura central de los osteodermos móviles totalmente recta y la presencia de forámenes pilíferos tanto sobre el margen lateral como sobre el medial. El género ha sido registrado en el Chasicuense del arroyo Chasicó y la especie en la Formación Salicas de La Rioja (Tauber, 2005), en la Formación Cerro Azul (Huayqueriense) de La Pampa (Urrutia *et al.*, 2008) y en la Formación Kiyú (Huayqueriense) del Uruguay (Perea y Scillato-Yané, 1995).

Macroeuphractus retusus Ameghino, 1887 (Fig. 1.4–6, MACN Pv 13002) es un Euphractini de gran tamaño, superior al de *Priodontes maximus* Kerr, 1792, registrado originalmente para el Montehermosense de Monte Hermoso. Posteriormente se reconoció la misma especie para

el “Conglomerado osífero” representada por tres osteodermos móviles (Scillato-Yané, 1975) y para la Formación Cerro Azul (Huayqueriense) de la provincia de La Pampa (Urrutia *et al.*, 2008).

El registro más antiguo del género *Zaedyus* Ameghino, 1889, correspondería a *Zaedyus* sp. (= “*Isozaedyus*” Bordas, *in schedula*, MACN, extraviado) y proviene del “Conglomerado osífero”, pero debe considerarse un Euphractini de género dudoso, próximo a *Zaedyus*, y especie indeterminada, dada la pobreza del material, un osteodermo móvil incompleto con pocos rasgos diagnósticos (Cione *et al.*, 2000).

Para la Formación Ituzaingó se reconoce una única especie de Eutatini, *Chasicotatus spinozai* Scillato-Yané, Krmpotic y Esteban, 2010 (ver Scillato-Yané, 1982; Scillato-Yané *et al.*, 2010). Esta especie fue descrita por Scillato-Yané en su Tesis Doctoral (1982), pero recién fue formalmente nominada en el 2010. Únicamente se conservan dos osteodermos fijos, tipo de esta especie (Fig. 1.7, MLP 69-VIII-4-5). *Chasicotatus spinozai* se caracteriza por presentar osteodermos de un tamaño equivalente a los de *Ch. powelli* Scillato-Yané, Krmpotic y Esteban, 2010, y *Ch. peiranoi* Esteban y Nasif, 1996, con una figura central que forma una carena más estrecha y elevada que en las restantes especies del género. Los surcos que delimitan la figura central y las figuras periféricas son profundos, más que en *Ch. powelli* y *Ch. peiranoi*, y un poco menos que en *Ch. ameghinoi* Scillato-Yané, 1979. Los forámenes pilíferos son mucho más pequeños que en las restantes especies del género. Además sus osteodermos presentan forámenes probablemente pilíferos bien notorios en ambos laterales. Los forámenes de la cara expuesta se presentan como finas puntuaciones, al igual que en *Ch. ameghinoi* y *Ch. peiranoi*.

Familia Pampatheriidae

Para el Neógeno de Argentina se han reconocido cuatro géneros de Pampatheriidae: *Scirrotherium* Edmund y Theodor, 1997; *Vassallia* Castellanos, 1927; *Kraglievichia* Castellanos, 1927 (ver Castellanos, 1927a); y *Plaina* Castellanos, 1937.

Los pampatéridos se hallan con bastante frecuencia en las barrancas entrerrianas, con dos géneros: *Kraglievichia* y *Scirrotherium*. El primer género citado es monoespecífico, *Kraglievichia paranensis* (Ameghino, 1883) Castellanos, 1927 (ver Castellanos, 1927a) y el segundo cuenta con dos especies, *Scirrotherium hondaense* Edmund y Theodor, 1997 (especie tipo), originalmente reconocido para la Edad Laventense (Mioceno Medio, Colombia) y *Scirrotherium carinatum* Góis, Scillato-Yané, Carlini y Guilherme, 2013 (Góis *et al.*, 2013).

Kraglievichia paranensis es un pampaterio de gran tamaño, de talla un poco mayor que la mitad de aquella de los pampatéridos pleistocenos.

Ameghino (1883a) establece la especie *Chlamydotherrium paranense* (= *K. paranensis*) con solo un osteodermo fijo pentagonal, probablemente del escudo pélvico, y cree que los caracteres específicos propios son indiscutibles en comparación con la especie pampeana *C. typus* (sic) (= *Pampatherium typum*). Los caracteres distintivos que menciona Ameghino (1883a, p. 115) son: la placa (osteodermo) “es mas cóncava en la superficie interna, su espesor algo más considerable, y el surco que limita la figura central de la superficie esterna ancho y muy profundo, mientras que el mismo surco en todas las placas que he visto de especies mas modernas está apenas indicado por una ligera depresion. La placa tiene una figura pentagonal con sus lados de largo muy desigual y un espesor de 7^{mm}. Su diámetro máximo es de 35^{mm} y el mínimo de 25^{mm}”.

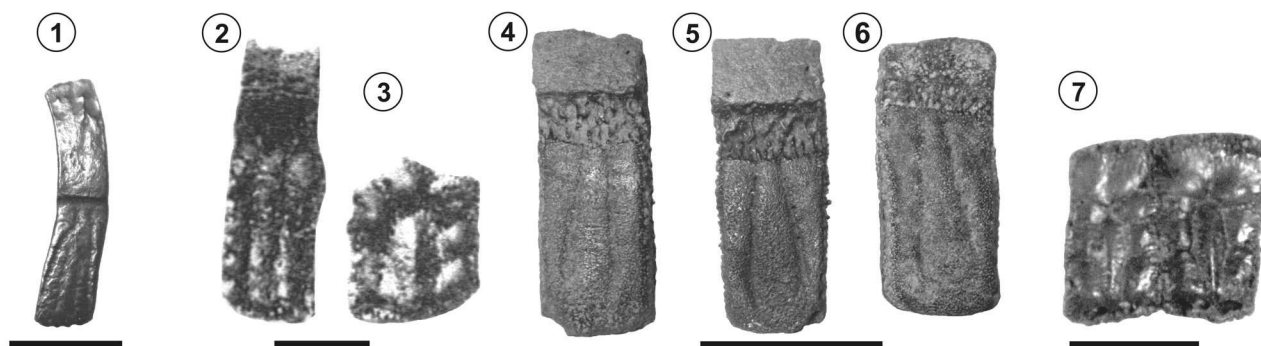


Figura 1. Dasypodidae del “Conglomerado osífero”. 1, *Dasypus neogaeus* (Holotipo, MACN A 8882), un osteodermo móvil, escala, 10 mm; 2–3, *Proeuphractus limpidus* (Holotipo, MLP, extraviado), osteodermos móvil y fijo, escala, 10 mm; 4–6, *Macroephractus retusus* (MACN Pv 13002), tres osteodermos móviles, escala, 50 mm; 7, *Chasicotatus spinozai* (Holotipo, MLP 69-VIII-4-5), dos osteodermos fijos, escala, 10 mm.

Tanto el holotipo como el calcotipo (que deberían estar en el MLP) están extraviados; por otro lado, Ameghino no ilustró dicho material cuando fue originalmente descrito; años más tarde figuró osteodermos seguramente de la misma especie, pero no del holotipo. Los materiales asignados son bien representativos y se conocen muchos osteodermos aislados (Fig. 2.1–6, MLP 69-IX-8-13), un cráneo casi completo (Fig. 3.1–3, MACN Pv 2617) y un fragmento rostral de otro (Fig. 3.4, MACN Pv 8943), fragmentos mandibulares (Fig. 3.5–8, MLP 52-IX-30-67; MACN Pv 8968) y elementos apendiculares (Fig. 3.11–12, MLP 69-IX-8-13A). Cabe señalar que Ameghino únicamente atribuyó osteodermos a *K. paranensis*. En el caso de los restos esqueléticos diversos que por sus dimensiones son asignables más bien a *Kraglievichia* que a *Scirrotherium*, los autores han decidido mencionarlos como *Kraglievichia* cf. *paranensis*.

Uno de los materiales significativos asignados a *Kraglievichia* cf. *paranensis*, como se ha dicho, es un cráneo en excelentes condiciones (MACN Pv 2617); faltan solamente ambas arcadas cigomáticas y todos los molariformes. El referido cráneo fue encontrado por Enrique de

Carles en la margen izquierda del río Paraná, cerca de la Bajada de la Yesera de “El Brete”, al norte de la ciudad de Paraná (ver Castellanos, 1927a, 1937).

En cuanto a su distribución, *Kraglievichia* fue registrada fuera del ámbito mesopotámico por primera vez para la Formación Arroyo Chasicó (Edad Chasicuense, Mioceno Tardío) del área homónima de la provincia de Buenos Aires (Scillato-Yané, 1979, 1980, 1982; Góis y Scillato-Yané, 2010); es muy probable que se trate de *K. paranensis*. La misma especie se encuentra en la Formación El Palo (Edad Huayqueriense) del norte de la provincia de Río Negro (Cerro Vaca Mahuida, Departamento de General Roca) (Scillato-Yané, 1982; Pascual *et al.*, 1984; Góis y Scillato-Yané, 2010) y en la Formación Loma de las Tapias (Edad Chasicuense–Huayqueriense), Departamento de Ullum, provincia de San Juan (Ciancio *et al.*, 2006). Fuera del territorio argentino, Perea (1993) reconoció *Kraglievichia paranensis* para Uruguay, en el Departamento de San José, Puerto Arazatí, barrancas costeras del Río de La Plata, Formación Kiyú (Edad Huayqueriense). Marshall y Sempere (1991) mencionaron cf. *Kraglievichia* sp. para Bolivia, en las localidades Achiri,

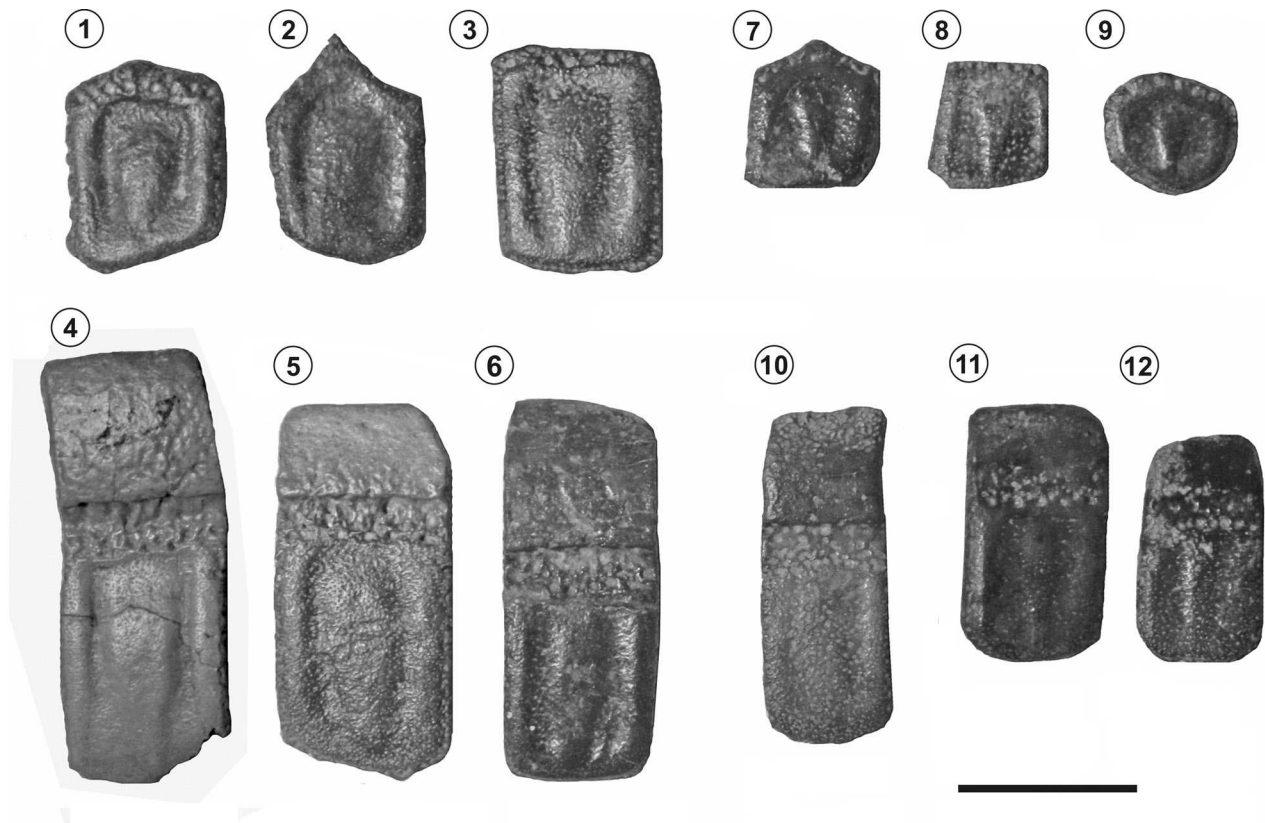


Figura 2. Pampatheriidae del “Conglomerado osífero”. 1–6, *Kraglievichia paranensis* (MLP 69-IX-8-13), tres osteodermos fijos, uno móvil y dos semimóviles; 7–12, *Scirrotherium carinatum* (MLP 69-IX-8-13AG, 69-IX-8-13AF, 69-IX-8-13AÑ, 52-X-1-35, 69-IX-8-13AW, 69-IX-8-13AY), tres osteodermos fijos y uno móvil y dos semimóviles. Escala, 30 mm.

Camacho, Jankojakhe (= Jankoaqui) y Rosario en sedimentos de la Formación Mauri, ambas con fauna de edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

Scirrotherium carinatum (Fig. 2.7–12, MLP 69-IX-8-13AG, 69-IX-8-13AF, 69-IX-8-13AÑ, 69-IX-8-13AS, 69-IX-8-13AY, 69-IX-8-13AN) es mucho menos frecuente que *K. paranensis*. Por las dimensiones de sus osteodermos seguramente tendría una talla mucho menor; no solo llama la atención el tamaño menor de la superficie de sus osteodermos, sino también el espesor proporcionalmente mucho menor (Góis *et al.*, 2013).

Ambas especies son inconfundibles, pues muestran patrones muy diferentes a saber: *K. paranensis* posee osteodermos mucho más grandes, gruesos y en la super-

ficie externa presenta una elevación axial muy alargada y ancha, separada por dos depresiones longitudinales muy profundas; en cambio, en *Scirrotherium carinatum* son más pequeños y muy delgados, con una elevación muy estrecha, más ancha anteriormente y estrechándose posteriormente en forma de carena (Góis y Scillato-Yané, 2010; Góis *et al.*, 2013). Estos autores anticipan algunos nuevos términos nomenclaturales para los osteodermos de *Scirrotherium carinatum*, los cuales pueden ser utilizados como un modelo estándar para los demás pampatéridos (ver la nomenclatura, Fig. 4.1–3). Tal propuesta fue elaborada debido a que algunas estructuras de la superficie externa no parecen ser homólogas con aquellas de otros cingulados (dasipódidos y gliptodóntidos).

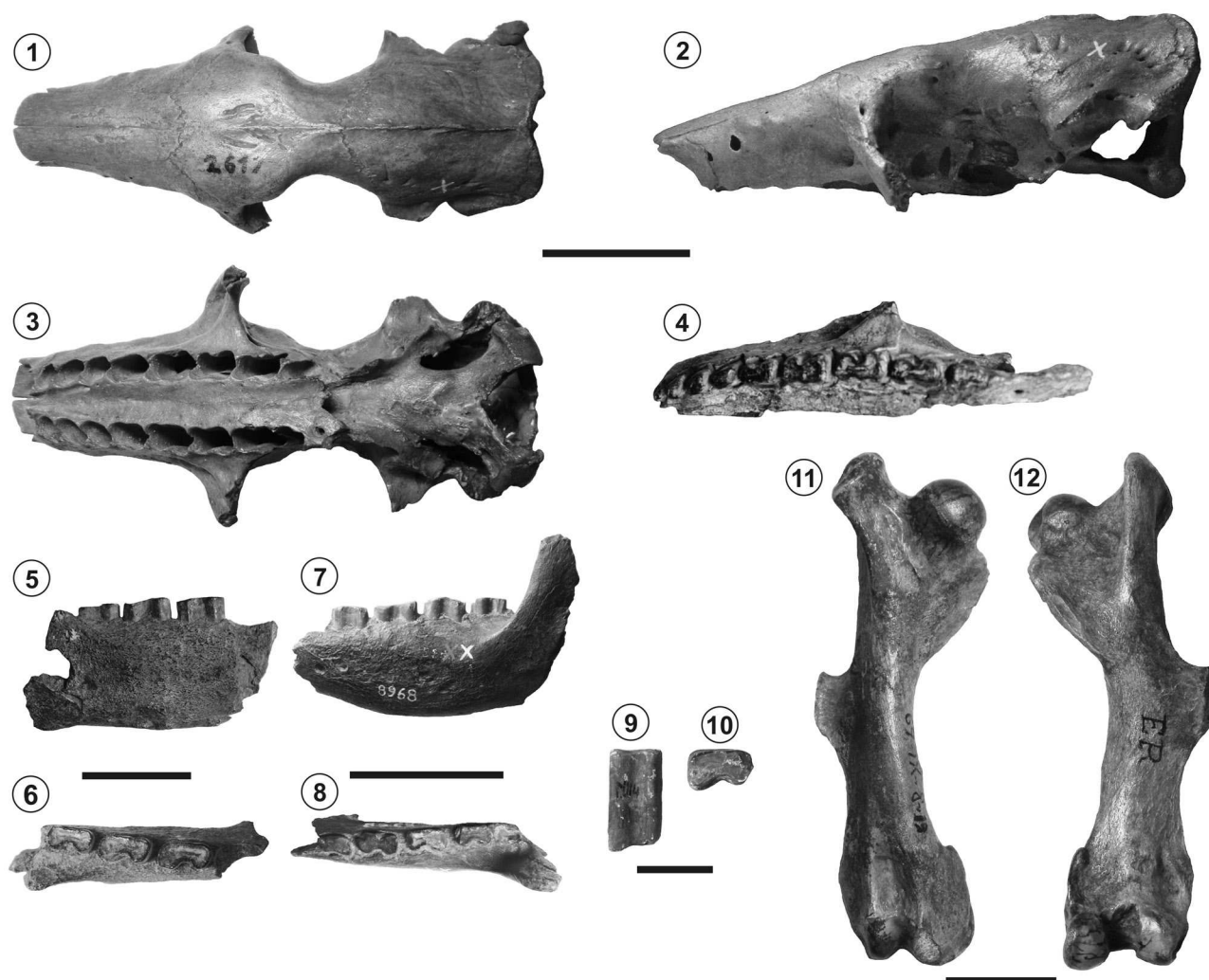


Figura 3. Pampatheriidae del “Conglomerado osífero”. 1–3, *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 2617), cráneo casi completo, vistas dorsal, lateral izquierda y ventral; 4, *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 8943), fragmento del rostro, vista ventral, escala, 50 mm; 5–6, *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP 52-IX-30-67), fragmento de rama mandibular derecha, vistas lateral y oclusal, escala, 30 mm; 7–8, *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MACN Pv 8968), fragmento de rama mandibular izquierda, vistas lateral y oclusal, escala, 50 mm; 9–10, “*Chlamydotherium*” *extremum* (Calcotipo, MLP M114), molariforme, vistas lateral y oclusal, escala, 30 mm; 11–12, *Kraglievichia* cf. *paranensis* (MLP 69-IX-8-13A), fémur derecho, vistas anterior y posterior, escala, 30 mm.

Scirrotherium carinatum se halla en la Formación Ituzaingó en los mismos niveles que *K. paranensis*, como así también en el norte de Patagonia, entre Punta Delgada y Pico Lobo (Dozo *et al.*, 2002) y Rincón Chico (Dozo *et al.*, 2010), Península de Valdés (Chubut), en sedimentos de la Formación Puerto Madryn (Mioceno Tardío). Para la Formación Solimões (Mioceno Tardío, Acre, Brasil) se registra *Scirrotherium carinatum* que fue asignada equivocadamente a *Kraglievichia* sp. (ver Góis *et al.*, 2004; Góis, 2005; Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2010).

Además de *Kraglievichia paranensis* (= "*Chlamydothorium*" *paranense*), Ameghino estaba convencido de la existencia de otra especie de Pampatheriidae en el yacimiento de Paraná. Ameghino (1886, p. 207–208), comentó: "La gran diferencia de tamaño que presentan las numerosas placas de la coraza de *Chlamydothorium* recogidas en los yacimientos del Paraná me hicieron sospechar que podrían provenir de más de una especie". En consecuencia, en ese mismo trabajo (Ameghino, 1886) estableció *Chlamydothorium? extremum* (sic), especie basada en un gran molariforme aislado (calcotipo, MLP M114), de un tamaño similar al de los mayores pampatéridos pleistocenos. Sin embargo, dicho molariforme (Fig. 3.9–10, MLP M114) presenta una morfología muy diferente a la de todos los Pampatheriidae conocidos, pues

es de lados más rectos y con un solo surco amplio y muy profundo. Al percatarse de esto, Ameghino (1899) lo refirió a *Octodontotherium* Ameghino, 1899 (Mylodontoidea, Orophodontidae). No obstante, Kraglievich (1934) reparó que tampoco coincide con los molariformes de este género deseádense, y lo atribuyó a un Mylodontidae indeterminado (Mylodontinae *sensu* Scillato-Yané, 1977).

Familia Glyptodontidae

No ha habido hasta el momento una revisión sistemática actualizada de los Glyptodontidae presentes en el "Conglomerado osífero". ¿La diversidad real de este grupo se encontrará sobredimensionada, como producto de los criterios estrictamente tipológicos aplicados durante el siglo XIX y la primera mitad del siglo XX (ver Hevia y Romero, 1999; Soibelzon *et al.*, 2006; Zurita, 2007)? ¿O bien se estará en presencia de una fauna particularmente diversificada y con taxones que no necesariamente coexistieron, dadas las peculiaridades tafonómicas de los fósiles del "Conglomerado osífero"? A esto debe sumarse que recientes estudios efectuados en un contexto cladístico (ver Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010) sugieren que algunos de los agrupamientos tradicionalmente reconocidos (e.g., Hoplophorinae Hoplophorini y Plohophorini) pueden ser grupos no naturales. Por otro lado, en estos análisis no han

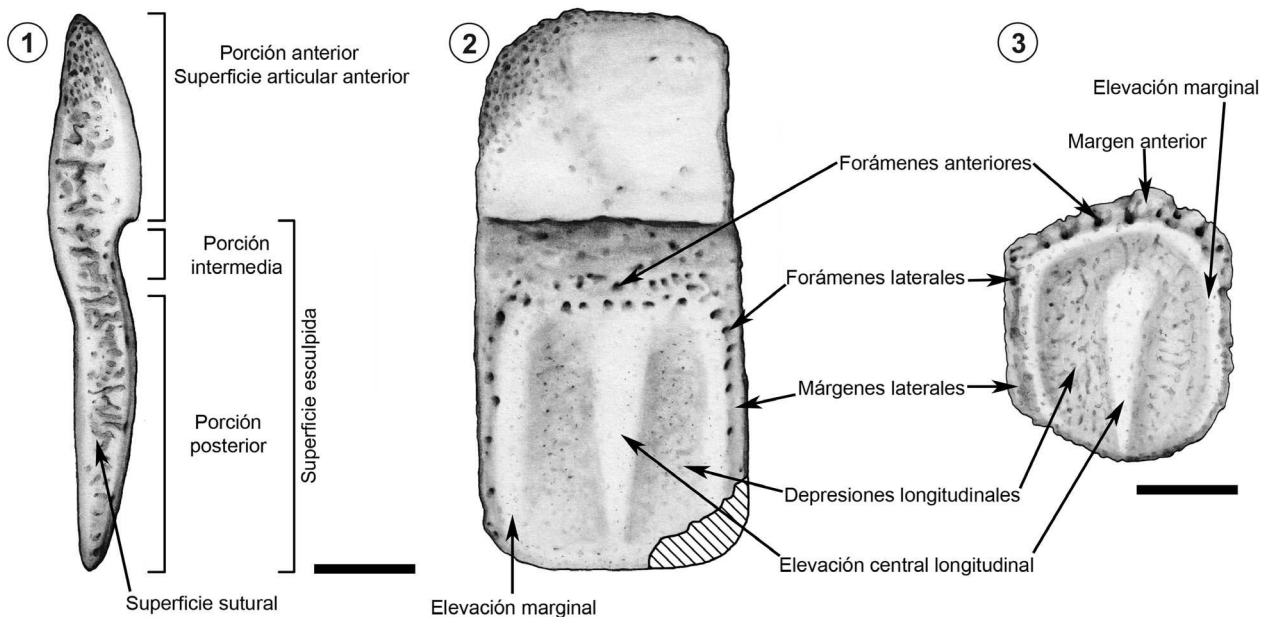


Figura 4. Propuesta nomenclatural para los osteodermos de los Pampatheriidae, basada en *Scirrotherium carinatum* del "Conglomerado osífero" (Góis *et al.*, 2013). 1–3, *Scirrotherium carinatum* osteodermo móvil (MLP 69-IX-8-13AB), 1–2, vistas lateral y dorsal; 3, osteodermo fijo (MLP 69-IX-8-13AC), vista dorsal. Escala, 10 mm.

sido incluidos los taxones presentes en el “Conglomerado osífero”. Por estos motivos se mantendrá para este trabajo el esquema taxonómico tradicional (ver Hoffstetter, 1958; Scillato-Yané, 1982; McKenna y Bell, 1997).

Los Glyptodontidae Glyptodontinae (Huayqueriense–Lujanense) representan el grupo de mayor distribución latitudinal dentro de los Glyptodontidae, en tanto son probablemente los únicos gliptodontes que participan del Gran Intercambio Biótico Americano (Gillette y Ray, 1981; Carlini y Zurita, 2010), ya que la evidencia más reciente sugiere que probablemente *Pachyarmatherium* Downing y White, 1995, no sea un Glyptodontidae (ver Porpino *et al.*, 2009, 2010; pero cf. McKenna y Bell, 1997). En el “Conglomerado osífero” ha sido reconocida la especie *Paraglyptodon paranensis* Castellanos, 1953, limitada al material tipo, un osteodermo de la coraza dorsal en muy mal estado de preservación (MUFyCA, extraviado). Un nuevo estudio de este material efectuado por Oliva *et al.* (2010), basado inevitablemente en la figura del osteodermo tipo (atribuido por Ameghino a *Glyptodon?* sp. [sic] [Ameghino, 1889, pl. 54, fig. 4]) sugiere claramente que los caracteres diagnósticos dados a conocer por Castellanos (1953) son producto de la erosión selectiva de la superficie expuesta. Por lo tanto, este taxón debe ser considerado como un *nomen dubium* (*sensu* Mones, 1986), a lo que debe sumarse su imprecisa procedencia geográfica y estratigráfica (ver Oliva *et al.*, 2010).

En cuanto a la diversidad de los “Hoplophorinae” Hoplophorini (Chasiquense–Lujanense, incluido el Holoceno temprano), Ameghino (1889, pl. 69, fig. 15) reconoció la especie *Hoplophorus verus* Ameghino, 1889 [= “*Sclerocalyptus*” *verus* (Ameghino, 1889), Fig. 5.1] a partir de un solo osteodermo de la coraza dorsal colectado previamente por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del río Paraná (*in schedula*). En las colecciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Paraná (Entre Ríos) fue hallado el holotipo, aunque sin número de colección (Zurita, 2007). Como en el caso anterior, los caracteres provistos (*e.g.*, número de figuritas periféricas, forma del osteodermo, número de lados, morfología de su cara expuesta, etc.) son insuficientes y no permiten la asignación de nuevos materiales. De hecho, el mismo Ameghino (1889, p. 270) reconoció la dificultad de caracterizar este nuevo taxón, cuando sostuvo que: “Las diferencias que distinguen a esta especie son muy difíciles de explicar por medio de las palabras, pero saltan inmediatamente a la vista cuando se examinan las piezas originales”. Esta especie fue propuesta por Zurita (2007) como un *nomen dubium*.

Berthawyeria Castellanos, 1940, es un género reconocido por Castellanos (1940), utilizando como material tipo el tercio distal de un tubo caudal (*Berthawyeria uncinata* Castellanos, 1940) parcialmente reconstruido (MUFyCA 265) y exhumado del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío–Plioceno?; ver Kraglievich, 1934) de los alrededores de la localidad de San Gregorio, Uruguay. En la misma contribución, Castellanos (1940) reconoció otra especie, *B. gracilis* Castellanos, 1940, a partir de algunos fragmentos de la coraza dorsal (MPCN 2313) que tienen la misma procedencia estratigráfica y geográfica que la otra especie del género; o sea, que las dos especies están tipificadas por restos no homólogos. En el “Conglomerado osífero” se ha mencionado *Berthawyeria* sp. (Cione *et al.*, 2000), a base de osteodermos aislados.

Los Lomaphorini (Huayqueriense–Lujanense) cuentan con una sola especie en el “Conglomerado osífero”, *Lomaphorus cingulatus* Ameghino, 1889. La especie no pertenece al género pleistoceno en cuestión, sino probablemente a *Trachycalyptus* Ameghino, 1908. Está basada en un fragmento de coraza colectado por León Lelong Thévenet (MACN Pv, extraviado) en las barrancas del río Paraná, en los alrededores de la ciudad homónima. Los osteodermos tienen una figura central circular, un poco deprimida en el centro, y numerosos surcos radiales que cubren toda la superficie (Fig. 5.2).

Los Hoplophorinae Neuryurini (Huayqueriense–Lujanense) constituyen uno de los grupos menos conocidos de Glyptodontidae (Zurita *et al.*, 2009; Soibelzon *et al.*, 2010; González Ruiz *et al.*, 2011c). En estos depósitos existe una especie reconocida: *Pseudoeuryurus lelongianus* Ameghino, 1889, cuyo conocimiento se limita hasta el momento al holotipo, un osteodermo de la coraza dorsal (ver Ameghino, 1889, pl. 65, fig. 7), subpentagonal, con una figura central circular, pequeña y elevada, y una zona periférica rugosa y con perforaciones (Fig. 5.9, MACN A 13286). Dado que en la actualidad la caracterización morfológica del grupo está basada en taxones pliocenos y pleistocenos (ver, entre otros Gervais y Ameghino, 1880; Zurita y Ferrero, 2009; Zurita *et al.*, 2009) no es posible confirmar la inclusión de este taxón entre los Neuryurini ni su validez específica. En cuanto a *Urotherium interundatum* Ameghino, 1885, se lo tratará junto con los Doedicurinae, por razones que allí se explican.

Indudablemente el grupo de gliptodóntidos con mayor diversidad y abundancia en el “Conglomerado osífero” es el de los “Hoplophorinae” Palaehoplophorini (Mayoense–Huayqueriense), aunque, como en los casos anteriores, la mayor parte de las especies reconocidas en

esta región necesitan de una minuciosa revisión taxonómica. En este marco, González Ruiz *et al.* (2011b) han observado una interesante similitud taxonómica entre ciertos *Palaehoplophorini* del “Conglomerado osífero” con aquellos provenientes de los niveles superiores de la Formación Puerto Madryn. En el “Conglomerado osífero” se han reconocido tres taxones: *Palaehoplophorus antiquus* (Ameghino, 1883), *Chlamyphractus pressulus* (Ameghino, 1885) y *Proglyptodon primiformis* Ameghino, 1885.

Ameghino (1883a) describió la especie *Glyptodon antiquus* Ameghino, 1883, aunque la incluyó con dudas en este género e indicó que puede corresponder a una entidad genérica diferente. El material tipo (MAS, sin número) consiste en un osteodermo del margen de la coraza dorsal, cuyo dibujo presenta una gran figura central circular de superficie algo rugosa rodeada por un surco con una docena de forámenes. Posteriormente, Ameghino (1883b) creó el género y la especie *Palaehoplophorus scalabrinii* Ameghino, 1883, incluyendo en la sinonimia de esta última a *Glyptodon antiquus* y asignando un nuevo osteodermo, según Ameghino (1883b) idéntico al holotipo, así como un fragmento de tubo caudal de tres osteodermos. En síntesis, la especie tipo de *Palaehoplophorus* es *P. antiquus* y *P. scalabrinii* es un sinónimo junior de esta última (Fig. 5.3, MAS 159). Ameghino (1883b) no figuró ninguno de estos ejemplares aunque describió la porción de tubo caudal indicando que cada osteodermo presenta una figura central deprimida en el centro y rodeada por figuras periféricas separadas entre sí por surcos profundos. En el surco que separa la figura central de las periféricas se ubican grandes forámenes. Posteriormente, Ameghino (1889) asignó y describió nuevos materiales de esta especie, y figuró cuatro de ellos (Ameghino, 1889, pl. 56, figs. 7–8; pl. 65, fig. 6; pl. 67, fig. 10). Los dos osteodermos de la coraza dorsal (pl. 56, fig. 7–8, MAS, sin número) se caracterizan por presentar una figura central circular o sub-circular, deprimida en el centro, rodeada por dos o tres hileras de figuras periféricas poco delimitadas por profundos y amplios surcos en los que se ubican grandes forámenes. El osteodermo del anillo caudal (pl. 67, fig. 10, MAS, sin número, MACN A 1373, calco) presenta una gran figura central desplazada posteriormente, rodeada lateralmente por una hilera de figuras periféricas y por una doble hilera en la región anterior del osteodermo. En los surcos que delimitan todas estas figuras se ubican grandes forámenes. Por último, la porción distal de tubo caudal (pl. 65, fig. 6, MAS, sin número, MACN A 741, calco), colectada por L. Lelong Thévenet, se caracteriza por osteodermos de diferentes tamaños, sin figuras

periféricas. Los osteodermos se separan entre sí por amplios surcos en los cuales se ubican grandes forámenes (ver Ameghino, 1889).

Ameghino (1885) describió el género y la especie *Proglyptodon pirimiformis* Ameghino, 1885 (Fig. 5.5, MLP M119) a base de una pequeña porción de coraza dorsal (calcotipo MLP M119, holotipo MAS, extraviado). Más tarde, el mismo autor figura el holotipo (Ameghino, 1889, pl. 54, fig. 6) y una porción proximal del tubo caudal colectada en la localidad tipo por el Sr. L. Lelong Thévenet, que asignó a la misma especie (pl. 58, fig. 7, MAS, sin número). El material tipo consiste en una porción de coraza completamente fusionada, en la cual no se observan los límites entre osteodermos; estos se pueden identificar por la presencia de tres grandes figuras centrales rodeadas por dos hileras de grandes forámenes y una hilera de figuritas periféricas a modo de tubérculos de distribución y tamaño irregular y variable. Estas estructuras están separadas entre sí por surcos amplios e irregulares.

Ameghino (1885) describió *Palaehoplophorus pressulus* Ameghino, 1885 (Fig. 5.4, MLP M121) a base de una porción de coraza dorsal (calcotipo MLP M121, sintipo MAS, sin número) y otra porción de un anillo caudal (MAS, extraviado) de diferentes individuos. En un trabajo posterior (Ameghino, 1889, pl. 19, fig. 16) figuró solamente la porción de coraza dorsal que es idéntica al calco depositado en el MLP. Años más tarde, Castellanos (1940) creó el género monotípico *Chlamyphractus* Castellanos, 1940, para esta especie, mencionando que en el Museo de Buenos Aires hay más restos, aunque no ofreció más detalles. La porción de coraza dorsal consiste en cuatro osteodermos asociados cuyo dibujo de la superficie expuesta consiste de una figura central a modo de “cono” cóncava en el centro, rodeada de figuritas periféricas mal definidas e irregulares. La porción de anillo caudal no se ha encontrado en ningún repositorio y no fue oportunamente figurada. La descripción de Ameghino (1885) indica que está constituida por cuatro osteodermos, dos de la hilera anterior y dos de la posterior; los caracteres ofrecidos por este autor no son mayormente significativos. En la porción de tubo caudal figurada y descrita por Ameghino (1889) no se observan límites entre osteodermos. Se pueden apreciar dos hileras transversales de figuras circulares rodeadas por figuras periféricas a modo de tubérculos de contorno y tamaño variable, separados por surcos amplios con una o dos hileras de grandes forámenes en ellos.

Los “Hoplophorinae” Plohophorini (Chasiquense–Barrancalobense) constituyen claramente un grupo no

natural, situación ya observada por el mismo Hoffstetter (1958) en el momento de reconocer este grupo de Glyptodontidae (ver también Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2010; Fernicola y Porpino, 2012). El grupo se ha caracterizado por una multiplicación de las figuritas periféricas a nivel de los osteodermos de la coraza dorsal (Hoffstetter, 1958).

Uno de los taxones reconocido en estos niveles (ver Ameghino, 1891b) es *Plohophorus paranensis* Ameghino, 1891 (Fig. 5.6, MACN Pv 4099). Si bien no existe un estudio reciente de esta especie, el análisis de materiales inéditos provenientes del "Conglomerado osífero", así como de otros yacimientos ubicados fuera de la provincia de Entre Ríos (Buenos Aires, La Pampa, Mendoza y Catamarca) sugieren fuertemente que podría tratarse de un taxón válido (Oliva *et al.*, en prep.). Esta forma presenta claramente las características diagnósticas del género en cuanto a la coraza dorsal: (1) superficie externa rugosa, fuertemente perforada; (2) figura central relativamente reducida, con las figuritas periféricas ordenadas en dos anillos concéntricos, que constituyen las coronas interna y externa; y (3) surcos anular y radiales usualmente poco definidos. Se diferencia fundamentalmente de la especie tipo (*Plohophorus figuratus* Ameghino, 1887) por presentar una marcada disparidad en el desarrollo de las figuritas periféricas correspondientes a las coronas interna y externa, pues las primeras son desproporcionadamente menores que las segundas (ver Ameghino, 1891b); pero su tamaño es semejante al de esta última (ver Zamorano y Scillato-Yané, 2011).

En cuanto a *Parahoplophorus paranensis* (Ameghino, 1883) (Fig. 5.7, MLP M118) fue una especie inicialmente incluida por Ameghino (1883a) en el género *Hoplophorus* Lund, 1839 [*Sclerocalyptus* Ameghino, 1891 (ver Ameghino, 1891b)=*Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1957]. Tiene como material tipo un fragmento de coraza dorsal cubierto parcialmente por el sedimento (Ameghino, 1889, pl. 64, fig. 4) y que actualmente está extraviado; proviene del "Conglomerado osífero" de los alrededores de la ciudad de Paraná (Castellanos, 1932, 1940). Por esta situación, las descripciones dadas en repetidas oportunidades por Ameghino (1883a, 1889, 1895) y Castellanos (1932) son ambiguas y no incluyen caracteres propiamente diagnósticos. Entre ellos se destacan: (1) cara externa relativamente lisa, uniformemente acribillada por finas puntuaciones; (2) figura central de grandes dimensiones, de superficie plana o ligeramente convexa; (3) una única corona compuesta por hasta catorce figuritas periféricas poligonales de reducidas dimensiones; y (4) surcos anular y

periféricos angostos y poco profundos, aunque perfectamente definidos. Castellanos (1932), a partir de la multiplicación de las figuritas periféricas que observó supuso una mayor afinidad de este taxón con *Plohophorus* que con "*Sclerocalyptus*". Por este motivo reconoció el género *Parahoplophorus* Castellanos, 1932, que hasta la actualidad sólo cuenta con la mencionada especie y a la cual no se han asociado nuevos materiales. Paula Couto (1979) y Hoffstetter (1958) incluyeron esta especie dentro de la tribu Plohophorini, pero sin dar nueva evidencia. De este modo, la consideración de este taxón por McKenna y Bell (1997) dentro de los Hoplophorini resulta también poco sustentada.

Como en el caso de los Neuryurini, los Doedicurinae (Huayqueriense-Lujanense, hasta el Holoceno temprano) son uno de los grupos de Glyptodontidae con escasa frecuencia de registros (Soibelzon *et al.*, 2010). Los osteodermos, gruesos y sin ornamentación, están perforados por grandes forámenes, algunos de los cuales atraviesan todo su espesor. El tubo caudal está claramente deprimido y ensanchado en su extremo distal, donde presenta una serie de figuras ovales que podrían haber sido el sitio de inserción de grandes espinas córneas. Estudios cladísticos (ver Fernicola, 2008; Croft *et al.*, 2007; Porpino *et al.*, 2010) indican que los Doedicurinae son el grupo hermano de los Glyptodontinae; sin embargo, otros estudios, aunque preliminares, no avalan esta hipótesis (ver Oliva y Aramayo, 2006). En este marco, no ha habido ningún estudio actualizado de los taxones del grupo representados en el "Conglomerado osífero". Se han reconocido dos taxones: *Eleutherocercus paranensis* (Castellanos, 1927), representado por un fragmento distal de tubo caudal (Fig. 5.10–11, MACN Pv 6253), con grandes figuras deprimidas en su cara dorsal, rodeadas de numerosas perforaciones; procede de la localidad de El Brete. Castellanos (1927b), al reconocerla como subespecie (*E. antiquus paranensis*), hizo notar su parecido con *Eleutherocercus antiquus* (Ameghino, 1887) de la Formación Monte Hermoso (Mioceno Tardío–Plioceno Temprano) de la provincia de Buenos Aires. La otra especie es *Comaphorus concisus* Ameghino, 1886 (ver Fig. 5.12–13, MAS, extraviado), conocida únicamente por un osteoderma aislado de la coraza dorsal, el cual se halla extraviado (ver Mones, 1986). La combinación de caracteres no muy evidentes que utiliza Ameghino para definir al taxón (e.g., presencia de una elevación central en la cara dorsal del osteoderma; orificios vasculares que no atraviesan el osteoderma y dispuestos de manera simétrica), junto a la pobreza del holotipo, determinan que la validez de este taxón resulte,

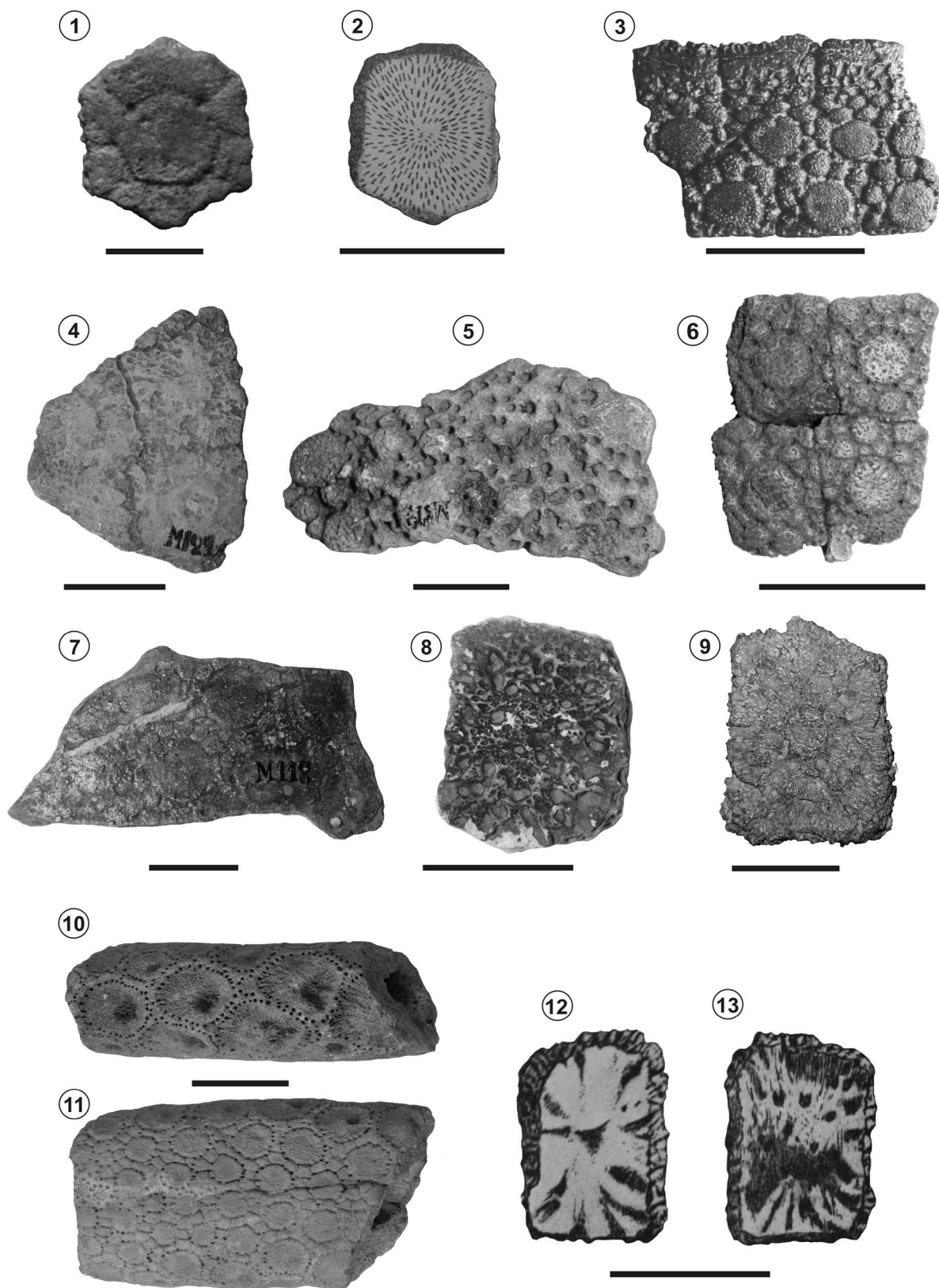


Figura 5. Glyptodontidae del “Conglomerado osífero”. 1, *“Hoplophorus” verus* (Holotipo, MAS, sin número), osteodermo, escala, 20 mm; 2, *Trachycalyptus? cingulatus* (Holotipo, MACN A, extraviado), osteodermo; 3, *Palaeohoplophorus antiquus* (MAS 159), fragmento de anillo caudal, escala, 50 mm; 4, *Chlamyphractus pressulus* (Calcotipo, MLP M121), fragmento de coraza, escala, 30 mm; 5, *Protoglyptodon piriformis* (Calcotipo, MLP M119), fragmento de coraza, escala, 30 mm; 6, *Plohophorus paranensis* (MACN Pv 4099),

por ahora, muy dudosa. Otro taxón de ubicación incierta es *Urotherium interundatum* Ameghino, 1885 (Fig. 5.8, MLP M229), considerado inicialmente como una especie de *Neuryurus* Ameghino, 1889 (Ameghino, 1885, 1886, 1889, 1895, 1897, 1898; Trouessart, 1898, 1904); ha sido trasladado posteriormente al género *Urotherium* Castellanos, 1926 (ver Castellanos, 1926). Sin embargo, los caracteres morfológicos dados por estos autores (e.g., ausencia de escultura externa; cara dorsal lisa, carente de asperosidades; presencia de elevación central; presencia de forámenes de gran tamaño) parecen corresponderse más con los rasgos propios de los Doedicurinae. En concordancia con esto, cabe destacar que *Urotherium interundatum* se diferencia de los Neuryurini (tribu a la cual usualmente se lo asigna; ver Cione et al., 2000), porque ellos exhiben una cara dorsal uniformemente perforada por innumerables orificios de reducidas proporciones que usualmente se disponen de manera radial respecto del área central. De esta manera, la especie podría asignarse a los Doedicurinae, aunque son necesarios más materiales y más estudios para arribar a una conclusión definitiva. Entretanto, aquí se la mantiene, muy provisoriamente, como un Neuryurini, siguiendo a Cione et al. (2000). Tal vez los Neuryurini estén más emparentados con los Doedicurinae que con los Hoplophorinae (ver Cione et al., 2000).

DISCUSIÓN

La lista de xenartros Cingulata del “Conglomerado osífero” que aquí se presenta introduce novedades con respecto a aquella de Cione et al. (2000), pues se han discutido más detalladamente los taxones y, consecuentemente, se ha podido hipotetizar en cuanto al estatus de todas las especies mencionadas (válidas o *nomen dubium*, ver Apéndice 1).

En general, entre los vertebrados terrestres del “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó, los xenartros y notoungulados indican que el área Mesopotámica estuvo biogeográficamente diferenciada de la Pampeana y de la del Noroeste argentino (Scillato-Yané, 1975; Cione et al., 2000). En el área de Paraná parecen haber predominado los bosques en galería (Cione et al., 2000), en tanto que en la Región Pampeana existieron zonas más abiertas (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Scillato-Yané, 1982), y

en el noroeste una combinación de formaciones arbustivas con áreas más abiertas.

En términos generales los dasipódidos son relativamente escasos en esta unidad, tanto en lo que hace al número de taxones registrados como, muy especialmente, al número de ejemplares encontrados; por ejemplo, son muchísimo más abundantes en el Mioceno Tardío–Plioceno de Catamarca (Scillato-Yané, 1980, 1982) e incluso en la Región Pampeana. Esta circunstancia puede obedecer a las condiciones ambientales que sugieren los depósitos en cuestión: cuerpos de agua lóticos, con paleocanales, en un ámbito fluvial-deltaico. Los dasipódidos, esencialmente fosoriales y habitantes de madrigueras, evitan naturalmente los ambientes en los cuales estas pueden inundarse.

Dentro de este contexto, en lo que respecta a los Dasypodidae Eutatini presentes en el “Conglomerado osífero”, se encuentra sólo una especie (*Chasicotatus spinozai*), restringida a esa región. Esta última se diferencia de las otras tres especies de *Chasicotatus* por la ornamentación de sus osteodermos, pero particularmente por presentar forámenes pilíferos de un tamaño mucho menor que en las restantes especies de *Chasicotatus*; la menor pilosidad podría reflejar una adaptación a climas más cálidos con respecto a aquellos en los que se desarrollaron la mayoría de los demás eutatinos, que muestran sistemas pilíferos muy bien desarrollados. De los restantes dasipódidos aquí registrados, *Dasypus neogaeus* no contradice las condiciones climático-ambientales sugeridas por *Ch. spinozai*, teniendo en cuenta el eclecticismo ecológico de las especies vivientes de *Dasypus*. En cambio, *P. limpidus* y *M. retusus*, en vista de su afinidad con *Euphractus sexcinctus* viviente (Carlini y Scillato-Yané, 1996), apuntan a un clima cálido, pero con variaciones estacionales marcadas, tal como el del actual Chaco oriental (Scillato-Yané, 1975). *Zaedyus* (?), finalmente, mencionado solo con muchas dudas para el “Conglomerado osífero”, marca un contraste notable con los restantes dasipódidos aludidos, debido a su preferencia por ambientes relativamente fríos y secos, como los propios de la Región Patagónica. La información paleoambiental provista en conjunto por los dasipódidos del “Conglomerado osífero” debe ser interpretada teniendo en cuenta que, si bien todos los restos

fragmento de coraza, escala, 50 mm; **7**, *Parahoplophorus paranensis* (Calcotipo, MLP M118), fragmento de coraza, escala, 30 mm; **8**, *Urotherium interundatum* (Calcotipo, MLP M229), osteodermo, escala, 30 mm; **9**, *Pseudoeuryurus lelongianus* (Holotipo, MACN A 13286), osteodermo, escala, 30 mm; **10–11**, *Eleutherocercus paranensis* (Holotipo, MACN Pv 6253), fragmento de tubo caudal, vistas lateral y dorsal, escala, 100 mm; **12–13**, *Comaphorus concisus* (Holotipo, MAS, extraviado) osteodermo, vistas ventral y dorsal, escala, 30 mm.

fósiles en cuestión provienen de dicho “Conglomerado” y han sido muy probablemente coevos, esto no implica indefectiblemente que todos estos taxones hayan ocupado los mismos ambientes. Así, *D. neogaeus* y *Ch. spinozai* pueden haber vivido sin inconvenientes en la región de los bosques en galería, en tanto que *P. limpidus* y *M. retusus* tal vez vivieran habitualmente en sabanas arboladas más alejadas de los cursos fluviales, más allá de dichos bosques en galería, aunque pudieran acercarse a los cuerpos de agua para beber, sobre todo durante los lapsos climáticos más secos. Esta última situación podría coincidir, en términos generales, con la de los Pamphateriidae y Glyptodontidae procedentes del “Conglomerado osífero”.

A su vez, los Pamphateriidae resultan relativamente frecuentes en el “Conglomerado osífero”, en el que se han reconocido dos géneros, cada uno con una especie, *Kraglievichia paranensis* y *Scirrotherium carinatum*. Ambas especies son claramente diferenciables a partir de los osteodermos de la coraza dorsal, siendo *K. paranensis* de talla mucho mayor.

En cuanto a los Glyptodontidae, y evidentemente por cuestiones tafonómicas, los registros están limitados a materiales fragmentarios y en su mayor parte con un importante grado de erosión, lo cual indudablemente dificulta el estudio anatómico y el consiguiente reconocimiento de los taxones. Por otra parte, y dado que aún no se cuenta con un adecuado y moderno marco taxonómico comprensivo (pero ver Fernicola, 2008; Porpino *et al.*, 2009, 2010), la asignación de los taxones a las distintas subfamilias y/o tribus no cuenta, en muchos casos, con suficiente evidencia. Es más, no consta que todas las subfamilias y tribus que se mencionan en las clasificaciones tradicionales (Simpson, 1945; Hoffstetter, 1958; Scillato-Yané, 1982) sean grupos naturales y, en algunos casos, es probable lo contrario (*e.g.*, Plohophorini). Pero, en la mayoría de los casos, el estatus de los citados grupos no ha sido sometido a test mediante la metodología cladística. Por esa razón los mantenemos como un patrón de ordenamiento general, aunque haciendo constar las aludidas incertidumbres.

La pobreza de los restos de gliptodóntidos del “Conglomerado osífero” contrasta con la riqueza de la paleofauna de Glyptodontidae procedente del “Araucanense” del sector noroeste de Argentina, en donde los taxones reconocidos cuentan en general con ejemplares mucho más completos y cuya frecuencia de registros es asimismo mayor. Posiblemente esta situación se deba, al menos

en parte, al paleoambiente inferido para la Fm. Ituzaingó, en principio poco propicio para los Glyptodontidae en general (Cione *et al.*, 2000).

A pesar de estas limitaciones, es posible efectuar ciertas observaciones.

En el “Conglomerado osífero”, los Glyptodontinae están hasta el momento representados por un solo osteodermo (*Paraglyptodon paranensis*) mientras que los Doedicurinae por un osteodermo aislado (*C. concisus*) y un reducido fragmento de tubo caudal (*E. paranensis*) (en el “Araucanense” del Noroeste de Argentina estas subfamilias son bastante más frecuentes, ver Cabrera, 1944). En cuanto a los “Hoplophorini”, resulta difícil asegurar la validez de las especies reconocidas. Los Plohophorini cuentan con una especie muy posiblemente válida, *Plohophorus paranensis*, y con otra más dudosa, *Parahoplophorus paranensis*. Los Palaehoplophorini son los gliptodóntidos más diversos y, sobre todo, con mucho los más abundantes en el “Conglomerado osífero”. Dado que ocurre a la inversa en todas las otras unidades estratigráficas del Neógeno de Argentina, es probable que sean uno de los grupos más adaptados a los ambientes inferidos para el Mioceno Tardío de la región de Paraná, aunque no estemos en condiciones de explicar por qué razón.

En resumen, los Cingulata del “Conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó conforman, con todas las limitaciones señaladas, un conjunto interesante y diverso. Hasta los últimos años habían sido comparados sobre todo con los de la región pampeana y con los del noroeste argentino. Estos estudios deberán proseguir para lograr una mayor precisión que la que aquí se puede presentar, pero extendiendo el cotejo a los Cingulata neógenos del Uruguay, de Brasil e incluso de regiones más septentrionales de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

A D. Brandoni y J.I. Noriega, por haber invitado originalmente a uno de nosotros (G.J.S.-Y.) para llevar adelante esta contribución. A la S.M. Álvarez, por habernos facilitado con extraordinaria amabilidad la consulta de las colecciones del MACN. A J.C. Fernicola y L. Cruz, por permitirnos publicar la fotografía del tipo de *P. lelongianus*, el cual fue ubicado por ellos en las colecciones del MACN, y que tratarán en un trabajo futuro. A M. Reguero, por su auxilio en la búsqueda de ejemplares en las colecciones del MLP. A los árbitros, K. Porpino y M. Ciancio, por sus valiosos y objetivos comentarios, que permitieron mejorar este trabajo. Al Sr. Dibujante, M. Sosa.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1883a. Sobre una colección de mamíferos fósiles del piso mesopotámico de la formación patagónica recogidos por el Prof. Pedro Scalabrini. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 101–116.
- Ameghino, F. 1883b. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini en las barrancas del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 5: 257–306.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles Oligocenos recogidos por el Profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo Provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 8: 5–207.
- Ameghino, F. 1886. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 9: 5–228.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1–1027.
- Ameghino, F. 1891a. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 129–167.
- Ameghino, F. 1891b. Mamíferos y aves fósiles argentinas. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l' Argentine (Examen critique, révision et correction de l' ouvrage de M. R. Lydekker "The extinct Edentates of Argentina"). *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires* 3: 97–192.
- Ameghino, F. 1897. Les mamifères crétacés de l' Argentine. Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches a *Pyrotherium*. *Boletín del Instituto Geográfico Argentino* 18: 405–521.
- Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la República Argentina. En *Segundo Censo de la República Argentina*, Buenos Aires, 1: 113–255.
- Ameghino, F. 1899. *Sinopsis geológico-paleontológica de Argentina: Suplemento*, 13 p.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 56: 193–208; 57: 162–175, 327–341; 58: 35–41, 56–71, 182–192, 225–291.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 343–428.
- Bergqvist, L.P., Abrantes, E.A.L. y Avilla, L.S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Río de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26: 323–337.
- Bordas, A.F. 1933. Notas sobre los Eutatinae. Nueva Subfamilia extinguida de Dasypodidae. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 37: 583–614.
- Brandoni, D. y Scillato-Yané, G.J. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44: 427–434.
- Cabrera, A. 1944. Los Gliptodontoides del Araucaniano de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata* 3: 5–76.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1993. Origin and evolution of the "glyptodontoids". *Journal of Vertebrate Paleontology, Supplement* 13: 28A.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1996. *Chorobates recens* (Xenarthra, Dasypodidae) y un análisis de la filogenia de los Euphractini. *Revista Museo de La Plata* 9: 225–238.
- Carlini, A.A. y Zurita, A.E. 2010. An Introduction to Cingulate Evolution and their Evolutionary History during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical Clues from Venezuela. En: M. Sánchez-Villagra, O. Aguilera y A.A. Carlini (Eds.), *Urumaco and Venezuelan Paleontology*. Indiana University Press, Blomington, 12: 233–255.
- Castellanos, A. 1926. Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense. *Urotherium simplex* n. gen. n. sp. y las formas afines. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 34: 263–278.
- Castellanos, A. 1927a. Breve notas sobre los Clamidoteros. *Publicación del Centro Estudiantes de Ingeniería de Rosario*, p. 1–8.
- Castellanos, A. 1927b. Descripción de un fragmento de tubo caudal de un doedicurino en relación con sus géneros afines. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2: 265–300.
- Castellanos, A. 1932. Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. *Physis* 11: 92–100.
- Castellanos, A. 1937. Anotaciones sobre la línea filogenética de los Clamiterios. *Publicación Instituto Fisiografía y Geología* 26: 1–47.
- Castellanos, A. 1940. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus*. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología* 1: 1–279.
- Castellanos, A. 1953. Descripción de restos de *Paraglyptodon uquiensis* n. sp. de Uquía (Senador Pérez), Jujuy. *Memorias del Museo de Entre Ríos* 32: 1–32.
- Ciancio, M.R., Krmpotic, C.M., Soibelzon, E. y Urrutia, J.J. 2006. Los Dasypodoidea (Mammalia, Xenarthra) de la Formación Lomas de las Tapias, San Juan, Argentina. Implicancias paleobiogeográficas. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 43: 4R.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Croft, D.A., Flynn, J.J. y Wyss, A.R. 2007. A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 781–797.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185–203.
- Desmarest, A.G. 1804. Tableau méthodique des mammifères. En: C. Deterville (Ed.), *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle* 24: 5–58.
- Downing, K.F. y White, R.S. 1995. The cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit local fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37: 373–396.
- Dozo, M.T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Massaferrero, G., Scasso, A.R. y Tambussi, C.P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 100–109.
- Dozo, M.T., Monti, A., Bouza, P., Vucetich, M.G., Vucetich, M.G., Cione, A.L., Tonni, E.P. y Scillato-Yané, G.J. 2002. Geología y vertebrados continentales en cercanías de Punta Delgada (Neógeno de Península Valdés, Chubut, Argentina). En: N. Cabaleri, C.A. Cingolani, E. Linares, M.G. López de Luchi, H.A. Ostersa y H.O.

- Panarello (Eds.), *15º Congreso Geológico Argentino* (El Calafate, 2002), *Actas* 1: 536–541.
- Edmund, G. y Theodor, J. 1997. A new giant pampatheriid armadillo. En: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn (Eds.), *Vertebrate paleontology in the neotropics, the Miocene fauna de La Venta. Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres, p. 227–232.
- Engelman, G.F. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. En: G.G. Montgomery (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilingua*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 51–64.
- Esteban, G.I. y Nasif, N.L. 1996. Nuevos Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío del Valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 33: 327–334.
- Fernicola, J.C. 2008. Nuevos aportes para la Sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). *Ameghiniana* 45: 553–575.
- Fernicola, J.C. y Porpino, K.O. 2012. Exoskeleton and Systematics: A Historical Problem in the Classification of Glyptodonts. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 171–183.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Gaudin, T.J. y Wible, J.R. 2006. The Phylogeny of living and extinct armadillos (Mammalia, Xenarthra, Cingulata): a craniodental analysis. En: M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Bolb y J.R. Wible (Eds.), *Amniote Paleobiology. Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, p. 153–198.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos fósiles de la América del Sud*. F. Savy-Ignon Hermanos, París-Buenos Aires, 225 p.
- Gillette, D.D. y Ray, C.E. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Palaeobiology* 40: 1–251.
- Góis, F., Nascimento, E.R., Porto, A.S., Holanda, E.C. y Cozzuol, M.A. 2004. Ocorrências de Cingulata dos gêneros *Kraglievichia* e *Holmesina* do Terciário e Quaternário da Amazônia Sul-Occidental. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 49: 41R.
- Góis, F.L. 2005. *[Estudo descritivo e geométrico dos Cingulata (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno e Quaternário da Amazônia Sul-Occidental]*. Monografia, Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Rondônia, Rondônia, 58 p.
- Góis, F.L. y Scillato-Yané, G.J. 2010. Nueva especie de *Scirrotherium* (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del “Conglomerado osífero”, base de La Formación Ituzaingó, Provincia de Entre Ríos, Argentina. *10º Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y 7º Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), *Actas* 1: 103.
- Góis, F., Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A. y Guilherme, E. 2013. A new species of *Scirrotherium* Edmund & Theodor, 1997 (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) from the late Miocene of South America. *Alcheringa* 37: 177–188.
- González Ruiz, L.R., Zurita, A.E., Scarano, A., Scillato-Yané, G.J. y Tejedor, M.F. 2011a. Taxonomic revision of the Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) Propalaeohoplophorinae and a phylogenetic analysis of the Glyptodontidae Hoplophorini. *71º Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology* (Las Vegas, 2011), *Abstract Book*: 117.
- González Ruiz, L.R., Dozo, M.T., Scillato-Yané, G.J., Zurita, A.E. 2011b. Los Glyptodontidae Palaeohoplophorini (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) de la Formación Puerto Madryn (Mioceno tardío) en Península Valdés (Chubut, Argentina). *4º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (San Juan, 2011), *Actas*: 106.
- González Ruiz, L.R., Zurita A.E., Fleagle, J., Scillato-Yané, G.J., Dozo, M.T. y Zamorano, M. 2011c. The southernmost record of a Neuquyurini Hoffstetter, 1958 (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae). *Paläontologische Zeitschrift* 85: 155–161.
- González Ruiz, L.R., Scillato-Yané, G.J., Krmpotic, C.M., Carlini, A.A. 2012. A new species of Peltephilidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene (Chasicuan SALMA) of Argentina. *Zootaxa* 3359: 55–64.
- Gray, J.E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animal. *London Medical Repository* 15: 296–310.
- Gray, J. E. 1869. *Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum*. British Museum (Natural History), Londres, 398 p.
- Hevia, G.M. y Romero, J.M. 1999. Sistemática y Paleontología. En: B. Meléndez (Ed.), *Tratado de Paleontología*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 5: 137–188.
- Hoffstetter, R. 1958. Xenarthra. En: J. Piveteau (Ed.), *Traité de Paléontologie* 2, Masson y Co., París, p. 535–636.
- Huxley, T.H. 1864. On the osteology of the genus *Glyptodon*. *Proceedings of the Royal Society of London* 13: 108.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus Systematics Mammalium et Avium Additis Terminis Zoographicis Utriusque Cassis*. Salfeld, Berlín, 301 p.
- Kerr, R. 1792. *The Animal Kingdom or Zoological System of the Celebrated Sir Charles Linnaeus. Class I. Mammalia: Containing a complete Systematic Description, Arrangement and Nomenclature of all the Known Species and Varieties of the Mammalia, or Animals which give Suck to their Young; Being a Translation of that Part of the Systema Naturae as Lately Published with Great Improvements by Professor Gmelin of Goettingen*. Edinburgo, 644 p.
- Koken, E. 1888. *Eleutherocercus* ein neuer Glyptodont aus Uruguay. *Abhandlungen der königlichen preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1: 1–28.
- Kraglievich, L. 1934. *La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Imprenta El Siglo Ilustrado, Montevideo, 136 p.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M.A., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L. y Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99–124.
- Lund, P. 1839. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabelnes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger* 8: 61–144.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Estocolmo, 824 p.
- Lydekker, R. 1895. Contribution to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 2. The extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)* 3: 1–118.
- Marshall, L.G. y Sempere, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and the stratigraphic context: a review. En: R. Suarez-Soruco, (Ed.), *Fósiles y facies de Bolivia* (Vol. 1), *Vertebrados*. Revista Técnica del Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos 12: 631–652.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press, Nueva York, 640 p.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 82: 1–625.

- Oliva, C. y Aramayo, S.A. 2006. Consideraciones preliminares acerca de la filogenia y evolución de la subfamilia Doedicurinae (Xenarthra, Glyptodontidae). *9^{no} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Córdoba, 2006), *Actas*: 134.
- Oliva, C., Zurita, A.E., Dondas, A. y Scillato-Yané, G.J. 2010. Los Glyptodontinae (Xenarthra, Glyptodontidae) del Piso/Edad Chapadmalense (Plioceno tardío): revisión y aportes a su conocimiento. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 112–120.
- Oliveira, É.V. y Bergqvist, L.P. 1998. A new Paleocene armadillo (Mammalia, Dasypodoidea) from the Itaboraí Basin, Brazil. En: S. Casadío (Ed.), *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 5: 35–40.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E., 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372–412.
- Pascual, R., Bondesio, P., Vucetich, M.G., Scillato-Yané, G.J., Bond, M. y Tonni, E.P. 1984. Vertebrados fósiles cenozoicos. *9^{no} Congreso Geológico Argentino* (Bariloche, 1984), *Relatorio* 2: 439–461.
- Paula Couto, C. 1954. Sôbre um gliptodonte do Uruguai e um tatu fóssil do Brasil. *Notas preliminares e estudos. Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia* 80: 1–10.
- Paula Couto, C. 1957. Sôbre um gliptodonte do Brasil. *Boletim Divisão de Geologia e Mineralogia* 165: 1–37.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 590 p.
- Perea, D. 1993. Nuevos Dasypodidae fósiles de Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 149–154.
- Perea, D. y Scillato-Yané, G.J. 1995. *Proeuphractus limpidus* Ameghino, 1886 (Xenarthra, Dasypodidae, Euphractini): Osteología comparada del cráneo y elementos de la coraza asociados (Neógeno del Uruguay). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (1–4): 125–130.
- Pocock, R.I. 1924. The external characters of the South American edentates. *Procedures of the Zoological Society of London* 65: 983–1031.
- Porpino, K.O., Fernícola, J.C. y Bergqvist, L.P. 2009. A new cingulate (Mammalia, Xenarthra) *Pachyarmatherium brasiliense* sp. nov., from the late Pleistocene of Northeastern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 881–893.
- Porpino, K.O., Fernícola, J.C. y Bergqvist, L.P. 2010. Revisiting the intertropical Brazilian species *Hoplophorus euphractus* (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of *Hoplophorus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 911–927.
- Scillato-Yané, G.J. 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones sistemáticas y filogenéticas sobre los Euphractini. *1^{er} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Tucumán, 1974), *Actas* 2: 449–461.
- Scillato-Yané, G.J. 1976. Sobre un Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Edad Riochiquense (Paleoceno superior) de Itaboraí (Brasil). *Anais Academia Brasileira de Ciências* 48: 527–530.
- Scillato-Yané, G.J. 1977. Octomyodontinae: nueva subfamilia de Mylodontinae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscaglii* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre Mylodontoidea. *Publicaciones del Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2: 123–140.
- Scillato-Yané, G.J. 1979. Notas sobre los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno del Territorio argentino. I Los restos de edad Chasicuense (Plioceno inferior) del sur de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 15: 133–144.
- Scillato-Yané, G.J. 1980. Catálogo de los Dasypodidae fósiles (Mammalia, Edentata) de La República Argentina. *2^{do} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1^{er} Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Buenos Aires, 1978), *Actas* 3: 7–36.
- Scillato-Yané, G.J. 1982. [*Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de Argentina*]. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 244 p.].
- Scillato-Yané, G.J., Krmpotic, C.M y Esteban, G.I. 2010. The species of genus *Chasicotatus* Scillato-Yané (Eutatini, Dasypodidae). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 43–55.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Soibelzon, E., Zurita, A.E. y Carlini, A.A. 2006. *Glyptodon munizi* Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescipción y anatomía. *Ameghiniana* 43: 377–384.
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E. y Krmpotic, C.M. 2010. Los Xenarthra del Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 449–469.
- Tauber, A.A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicás (Mioceno tardío) de la Sierra de Velasco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 42: 443–460.
- Trouessart, E.L. 1898. Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. *Nova Editio (prima completa)* 5, Friedländer y Sohn, Berlín, p. 999–1264.
- Trouessart, E.L. 1904–1905. Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium. *Quinquennale Supplementum*, Friedländer y Sohn, Berlín, p. 1–929.
- Urrutia, J.J., Montalvo, C.I. y Scillato-Yané, G.J. 2008. Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de la Provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana* 45: 289–302.
- Wagler, J.G. 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vogel*. Gotta'schen, Munich, 354 p.
- Wetzel, R.M. 1985. Taxonomy and Distribution of Armadillos, Dasypodidae. En: G.G. Montgomery (Ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington, p. 23–46.
- Zamorado, M. y Scillato-Yané, G.J. 2011. Nueva y más reciente especie de *Hoplophorus* Ameghino (Xenarthra, Glyptodontidae), del barrancalobense (Plioceno Tardío) de Barranca de Los Lobos (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 48: 605–620.
- Zurita, A.E. 2007. [*Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano)*]. *Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 367 p.].
- Zurita, A.E. y Ferrero, B. 2009. Una nueva especie de *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae) en el Pleistoceno tardío de la Mesopotamia de Argentina. El registro más completo del género fuera de la región Pampeana. *Geobios* 42: 663–673.
- Zurita, A.E., Soibelzon, E., Scillato-Yané, G.J. y Cenizo, M. 2009. The earliest record of *Neuryurus* Ameghino (Mammalia, Glyptodontidae, Hoplophorinae). *Alcheringa* 33: 49–57.

Apéndice 1

Se detalla a continuación el estatus de todas las especies de Cingulata del “Conglomerado osífero” citadas, según la evaluación que resulta del presente estudio.

DASYPODIDAE

Especies válidas:

Dasyus neogaeus (Ameghino, 1891)

Proeuphractus limpidus Ameghino, 1886

Macroeuphractus retusus Ameghino, 1887

Chasicotatus spinozai Scillato-Yané, Krmpotic y Esteban, 2010

Especies indeterminadas:

?***Zaedyus*** sp.

PAMPATHERIIDAE

Especies válidas:

Kraglievichia paranensis (Ameghino, 1883)

Scirrotherium carinatum Góis, Scillato-Yané, Carlini y Guilherme, 2013

GLYPTODONTIDAE

Especies válidas:

Trachycalytus? cingulatus (Ameghino, 1889)

Palaehoplophorus antiquus (Ameghino, 1883)

Proglyptodon piriformis Ameghino, 1885

Plohophorus paranensis Ameghino, 1891

Urotherium interundatum (Ameghino, 1885)

Eleutherocercus paranensis (Castellanos, 1927)

Nomen dubium:

Paraglyptodon paranensis Castellanos, 1953

“Hoplophorus” verus Ameghino, 1889

Chlamyphractus pressulus (Ameghino, 1885)

Parahoplophorus paranensis (Ameghino, 1883)

Pseudoeuryurus lelongianus Ameghino, 1889

Comaphorus concisus Ameghino, 1886

Especies indeterminadas:

Berthawyleeria sp.